Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Otto Schlumberger

aus Wunsiedel.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1911.

Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

ACAD. LUDWIG MAX. BIBL.

vorgelegt von

Otto Schlumberger

aus Wunsiedel.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1911.

Separatabdruck aus: „Flora“ oder Allgemeine botanische Zeitung.
Neue Folge. Zweiter Band. (Der ganzen Reihe 102. Band.) Heft 4.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Inhaltsübersicht.

Seite

1. Einleitung: Historisches 5
2. Der Gametophyt der Gattung Woodsia und verwandter Arten, verglichen mit dem der nächstverwandten Cyatheaceen und Polypodiaceen 6
   a) Prothallienform, Haarbildungen 7
   b) Antheridienfrage 9
   c) Abnorme Bildungen, biologische Notizen 19
3. Der Sporophyt, desgl. 25
   a) Sporangien, Sorus 26
   b) Indusien 27
   c) Anatomie 31
4. Zusammenfassung der Untersuchungsresultate 34
   Schlußfolgerung 36

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545805_0157

1. Einleitung.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen sind schon sehr häufig der Ausgangspunkt eingehender Untersuchungen gewesen.

Wie weit dieselben geführt haben, charakterisiert die Tatsache, daß die neueste Darstellung von Diels[1]) (in Engler-Prantl) im wesentlichen die Einteilung wiedergibt, wie sie bereits von Mettenius[2]) aufgestellt worden ist. Die in den neueren Darstellungen[3]) vorgenommene Trennung in Polypodiaceen und Cyatheaceen als fest umschriebene Familien fand nicht allgemeine Anerkennung.

Auch die Versuche derjenigen Autoren[4]), welche die Cyatheaceen mit den Polypodiaceen vereinigen, konnten sich keinen Eingang verschaffen.

Die heute für die Systematik der leptosporangiaten Farne maßgebenden Faktoren sind die Beschaffenheit des Indusiums und der Verlauf des Annulus am Sporangium.

Es ist natürlich, daß das Herausgreifen dieser beiden Merkmale allein notwendigerweise zu einer künstlichen Einteilung führen muß,

---

1) Diels in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, 4.

2) Mettenius, Filices horti bot. Lips. Leipzig 1856.

3) Diels, l. c., Christ, Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

4) R. Brown, Prodromus Fl. Nov. Hollandiae. — Kaulfuß, Das Wesen der Farnkräuter. — Brongniart, Hist. des végét. fossil. — Fée, Exposition des genres de la famille des Polypodiacées. Straßburg 1850—1852. — Endlicher, Genera plantarum.

während ein natürliches System auf einer Vergleichung des Gesamtorganismus und der Entwicklungsgeschichte basieren muß[1]).

Goebel[1]) nimmt wiederholt Veranlassung darauf hinzuweisen, daß in der heutigen Systematik ausschließlich die Beschaffenheit des Sporophyten in Betracht gezogen wird, während der Gametophyt gar keine Berücksichtigung findet.

Wohl am meisten macht sich die Mangelhaftigkeit der heutigen Einteilungsprinzipien fühlbar bei der Gattung Woodsia. Diese vereinigt das für die Cyatheaceen charakteristische unterständige Indusium mit dem geraden Annulus der Polypodiaceen. Je nachdem man nun das eine oder das andere Merkmal als das maßgebende betrachtet, muß man Woodsia entweder zu den Cyatheaceen oder zu den Polypodiaceen stellen. In der neuesten systematischen Bearbeitung der leptosporangiaten Farne von Diels (Diels l. c.) wie überhaupt in allen Farnsystemen, wo die Cyatheaceen und Polypodiaceen als gesonderte Familien betrachtet werden, wird Woodsia und die verwandten Arten (Diacalpe, Peranema, Hypoderris) zu den Polypodiaceen gestellt.

Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, an der Hand sämtlicher bis jetzt bekannter Merkmale des Gametophyten und Sporophyten die systematische Stellung der Gattung Woodsia zu klären.

Die zur Aussaat verwandten Sporen von Woodsia ilvensis entstammten teils einem von Herrn Geheimen Rat von Goebel in Norwegen gesammelten und mir gütigst überlassenen Material, teils hatte ich dasselbe im September 1907 bei Ebersdorf in Thüringen gesammelt. Das Sporenmaterial von Diacalpe aspidioides wurde einem Herbarexemplar entnommen, welches 1906 gesammelt war. Die Sporen von Woodsia obtusa, sowie sämtlicher anderer untersuchten Cyatheaceen und Polypodiaceen, stammten von Pflanzen des botanischen Gartens in München.

Die Anlegung der Prothallienkulturen geschah unter Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln auf sterilem Lehm oder Torf.

2. Der Gametophyt.

Bei so stark variablen Gebilden, wie dies die Prothallien der Farne unter verschiedenen Lebensbedingungen sind, ist es einigermaßen

---

1) Goebel, Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora 1896. — Ders., Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VII, pag. 107.

schwierig, einheitliche systematisch verwertbare Merkmale herauszufinden. Den zahlreichen Arbeiten Goebels[1]) in dieser Richtung verdanken wir es, daß hier bestimmte Gesichtspunkte geschaffen worden sind. Heim[2]) hat durch seine Untersuchungen festgestellt, daß es eine Anzahl von Merkmalen gibt, die sich bei veränderten Kulturbedingungen als konstant erweisen. Für die vorliegenden Familien, die Cyatheaceen und Polypodiaceen, kommt hier nur in Betracht das Auftreten bestimmter Haarbildungen und der Bau der Antheridien. In der Keimung und Entwicklung des Prothalliums weisen beide Gruppen nach den Untersuchungen Bauckes[3]) keine wesentlichen Verschiedenheiten auf. Auch ich konnte bei den untersuchten Spezies keine solchen nachweisen. Bis zur Entwicklung der Herzbucht und des Mittelpolsters war die Entwicklung der Prothallien bei allen Arten gleichartig. Ich kann daher gleich auf die Beschreibung der Verschiedenheiten der fertigen Prothallien eingehen.

a) Haarbildungen.

Charakteristisch für die Cyatheaceen ist das Vorhandensein von von borstenförmigen mehrzelligen „Haaren“ auf der Unterseite des Prothalliums zu beiden Seiten des Mittelpolsters und teilweise auch am Rande[4]).

In dieser Hinsicht steht den Cyatheaceen am nächsten Diacalpe aspidioides (Fig. 1 *1—4*). An den erwachsenen Prothallien treten auf der Fläche der Unterseite zahlreiche gestielte Drüsenhaare mit zwei und drei Stielzellen auf, deren mittlere Zelle gelegentlich auch eine Längsteilung aufweist. In manchen Fällen, in denen die Endzellen nicht als Drüsenköpfchen ausgebildet sind, sind diese Bildungen von den mehrzelligen Cyatheaceenhaaren nicht zu unterscheiden. Am Rande der Prothallien treten mehrzellige Haarbildungen nicht auf, auch das Auftreten von einzelligen Drüsenhaaren am Rande ist nicht häufig. An älteren Prothalien trat in einigen untersuchten Fällen, doch dann immer an beiden Prothallienlappen, je ein neuer Vegetationspunkt auf, so daß die Prothalien im Alter ein gekräuseltes Aussehen erhielten.

---

1) Goebel, Annales du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. VII. — Ders., Flora 1896, Bd. LXXXII. — Ders., Organographie, pag. 411 ff.

2) Heim, Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 355 ff.

3) Baucke, Pringsh. Jahrb., Bd. X.

4) Heim, l. c.

Mehrzellige Haarbildungen konnte ich auch bei Woodsia obtusa Torr. nachweisen (Fig. 1, *5*, *6*, *10—12*). Die an dem Rande und auf der Fläche auftretenden Drüsenhaare standen meist auf einer Basalzelle, die gelegentlich noch eine Querteilung aufwies. Drüsenhaare traten bei Woodsia obtusa schon sehr früh auf, gleich nachdem die Bildung einer Zellfläche eingeleitet war. Das Prothallium erhielt dadurch eine charakteristische Form, daß die Randzellen der herzförmigen Prothallien in lange Lappen oder Zellfäden auswuchsen, deren jeder als Endzelle ein Drüsenhaar trug.

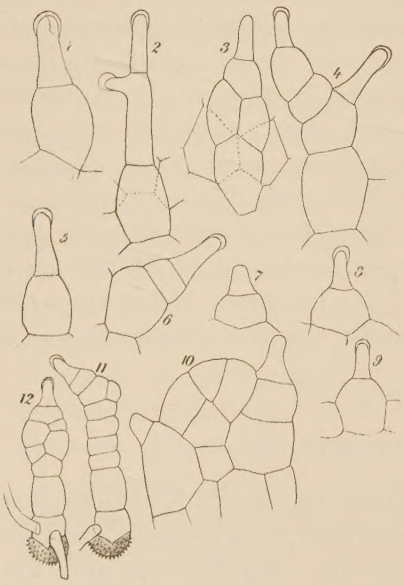

Fig. 1. *1—4* Haarbildungen auf dem Prothallium von Diacalpe aspidioides; *5—6* Haarbildungen auf dem Prothallium von Woodsia obtusa; *7—9* Haarbildungen auf dem Prothallium von Woodsia ilvensis; *10—12* junge Prothallien von Woodsia obtusa mit Drüsenhaaren.

Ganz in der nämlichen Weise wie bei Woodsia obtusa traten auch bei Woodsia ilvensis sogleich nach Bildung einer Zellfläche randständige Haarbildungen auf. Die auf dem ausgewachsenen Prothallien in großer Zahl auf der Fläche und am Rande auftretenden Drüsenhaare waren aber zum Unterschiede von den bei Woodsia obtusa beobachteten meist einzellig. Die Prothallienzelle, welche das Drüsenhaar trägt, wölbt sich polsterförmig empor, in manchen Fällen grenzt sich durch eine Querteilung eine Trägerzelle von der Prothallienfläche ab (Fig. 1, *7—9*).

Die außerdem untersuchten Prothallien von Cystopteris fragilis wiesen zahlreiche, aber nur einzellige rand- und flächenständige Drüsenhaare auf. Auch die Prothallien der Dicksonieen besitzen Drüsenhaare, die auf einer Trägerzelle stehen[1]), es erscheint jedoch fraglich, ob diese als Übergänge zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen zu betrachten sind. Jedenfalls ist es wahrscheinlich, daß, wie aus dem unten zu erwähnenden Beispiel von Scolopendrium hervorgeht, Haar-

1) Goebel, Organographie, pag. 412.

bildungen in verschiedenen Reihen unabhängig von einander aufgetreten sind.

Bei der Besprechung der Haarbildungen möchte ich noch auf eine von Beck[1]) gemachte Angabe eingehen, der bei den Prothallien von Scolopendrium mehrzellige Haare nach Art der bei den Cyatheaceen vorkommenden beschreibt. Heim[2]) hält diese Beobachtung einer Nachprüfung bedürftig. Da mir Prothallien von Scolopendrium in großer Zahl zur Verfügung standen, untersuchte ich ältere Vorkeime und konnte die Angaben Beck's bestätigen. Ob hier wirklich nur Scolopendrium vorlag, konnte leicht festgestellt werden durch Untersuchung der Antheridien, die sämtlich eine ungeteilte Deckzelle hatten es konnten also keine Cyatheaceenvorkeime sein, desgleichen wurde auch eine große Zahl von Scolopendriumkeimpflanzen aus der betreffenden Kultur erhalten, und es liegt daher kein Grund vor, die Angabe Beck's für unrichtig zu erklären. Die Haare treten allerdings nicht in dieser Regelmäßigkeit wie bei den Cyatheaceen auf.

b) Antheridien.

Nach den Untersuchungen Heim's[3]) ist der Bau der Antheridien wohl das innerhalb bestimmter Verwandtschaftsgruppen konstanteste Merkmal der Geschlechtsgeneration der leptosporangiaten Farne.

Bei den Antheridien der Cyatheaceen ist die Deckelzelle in der Regel in zwei oder mehr Zellen geteilt, während sie bei den Polypodiaceen stets ungeteilt ist[4]).

Bau der Deckelzellen.

Bezüglich der Cyatheaceen-Antheridien kann ich auf die Arbeiten von Kny[5]) und Bauke[6]) verweisen.

---

1) Beck, Günther, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium. Verhandlungen der zool. botan. Gesellschaft in Wien 1879.

2) Heim, l. c.

3) Heim, l. c. pag. 329 ff.

4) Heim, l. c. pag. 360 u. 363. Dortselbst ist auch die wichtigste diesbezügliche Literatur angeführt; ergänzend für die Polypodiaceen möchte ich hier noch anführen: Thuret, Sur les antherides des fougères. Annal. d. sc. nat., III. Ser., t. XI, 1849. — Beck, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium. Verhandlungen der k. k. zool. botan. Gesellschaft in Wien 1879, Bd. XXIX, Abhandl. p. 1.

5) Kny, Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften 1870.

6) Baucke, l. c.

Den Cyatheaceen am nächsten stehen zweifellos Diacalpe und Peranema. Leider konnte ich nur die Antheridien der ersteren untersuchen, da jedoch Peranema der Gattung Diacalpe sehr nahe steht[1]), ist eine Verschiedenheit im Bau der Antheridien wohl kaum anzunehmen.

Der normale Bau der Antheridien von Diacalpe aspidioides Bl. (Fig. 2, *2—4*) stimmt mit dem für die Cyatheaceen charakteristischen vollkommen überein. Das häufig auf einer Basalzelle aufsitzende Antheridium besteht aus zwei übereinanderliegenden Ringzellen, die den spermatogenen Innenraum umgeben. Der Deckel besteht, wie bei der einmal geteilten Deckelzelle der Cyatheaceenantheridien aus zwei Teilzellen, derart, daß durch eine bogenförmig verlaufende Querwand aus

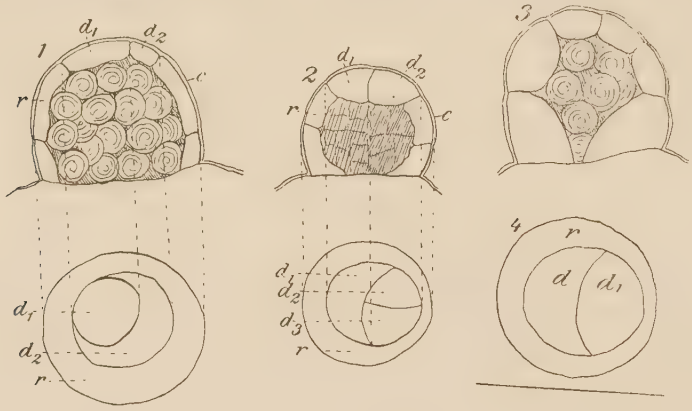

Fig. 2. *1* Woodsia obtusa; *2—4* Diacalpe aspidioides. Antheridien von der Seite und von oben. d_1, d_2, d_3 Teilstücke der Deckelzelle; *r* obere Ringzelle, *c* Cuticula.

der Deckelzelle eine halbmondförmige Zelle ausgeschnitten wird (Fig. 2, *3* u. *4*). Nur in seltenen Fällen fand ich noch eine zweite zur ersteren annähernd senkrecht verlaufende Querwand (Fig. 2, *2*). Mehr als zwei Teilungswände wurden nie beobachtet. Bei jüngeren Antheridien, bei denen jedoch der spermatogene Innenraum bereits in die Spermatozoidmutterzellen geteilt war, fand ich manchmal noch ungeteilte Deckelzellen. Genaue Feststellungen über den Zeitpunkt des Auftretens der Querwand in der Deckelzelle zu machen, war mir nicht möglich[2]). Jedenfalls variiert derselbe innerhalb ziemlich weiter Grenzen.

1) Diels, l. c. Bd. I, Heft 4, pag. 160: „Vielleicht mit Diacalpe zu vereinigen".

2) Baucke, Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., Bd. X, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen usw., pag. 72, gibt allerdings an: Noch ehe

Systematisch am nächsten steht Diacalpe von der Gattung Woodsia nach Diels[1]) die Sektion Physematium Kaulf. Als Vertreter derselben konnte untersucht werden Woodsia obtusa Torr. (Fig. 2). Die im übrigen nach dem normalen Typus gebauten Antheridien unterscheiden sich von Diacalpe nur durch den Bau der Deckelzelle. Bei Woodsia obtusa wird nämlich aus der ursprünglichen Deckelzelle eine kreisförmige Zelle herausgeschnitten, die jedoch soweit nach der Seite verschoben ist, daß sie an einer Stelle mit dem Rand der Deckelzelle und der angrenzenden Ringzelle zusammenfällt. Ungeteilte Deckelzellen kommen nur selten vor.

Eine weitere Vereinfachung im Bau der Deckelzelle finden wir bei Woodsia ilvensis R. Br. Hier ist die Deckelzelle gewöhnlich ungeteilt, hierin also vollständig mit dem Polypodiaceen-Typus übereinstimmend. Nur in ganz seltenen Fällen konnte eine Zweiteilung der Deckelzelle wie bei Diacalpe und den Cyatheaceen festgestellt werden, auf denselben Prothallien, auf welchen der größte Teil der Antheridien keine Teilungen in der Deckelzelle aufwies.

Cystopteris fragilis und Cystopteris montana besitzen nur Antheridien mit ungeteilten Deckelzellen.

Die Unterschiede der Gattung Woodsia und ihrer nächsten Verwandten im Antheridienbau von dem gewöhnlichen Polypodiaceen-Typus und die teilweise vollkommene Übereinstimmung mit den Cyatheaceen sind, was die Geschlechtsgeneration betrifft, vielleicht die einzigen konstanten Merkmale, die uns bei der Betrachtung beider Gruppen entgegentreten.

Es ist wohl möglich, daß diese Vereinfachung im Bau der Deckelzelle innerhalb dieser Gruppen eine phylogenetische Reihe darstellt. Die Entscheidung dieser Frage ist natürlich erst möglich, wenn alle zu den Polypodiaceen gestellten Gattungen und besonders die zweifelhaften auf diesen Punkt hin untersucht sind. Bis jetzt sind von den zu den Polypodiaceen gestellten Gattungen die Woodsien die einzigen, bei welchen geteilte Antheridiendeckelzellen nachgewiesen sind.

Ein weiteres, ganz allgemein als feststehend betrachtetes Merkmal bei der Unterscheidung der Antheridien der Cyatheaceen und Polypodiaceen ist die Öffnungsweise der Antheridien. Bei den ersteren wird die Deckelzelle abgeworfen, bei letzteren sternförmig durchbrochen.

die Deckelzelle sich geteilt hat, zerfällt bei den Cyatheaceen die innere Zelle des Antheridiums durch eine auf der Ebene des Prothalliums senkrechte und zur Achse beliebig gerichtete Wand in zwei Tochterzellen usw.

1) Diels in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, Bd. I, Heft 4, pag. 161.

Eine genaue Untersuchung und Prüfung dieser Verschiedenheiten schien zur Beantwortung der vorliegenden Frage von besonderer Wichtigkeit.

Öffnungsmechanismus.

Die kausalen Beziehungen, die zwischen dem Öffnungsmechanismus und der Öffnungsweise bestehen, machen es notwendig, zunächst auf jenen näher einzugehen, zumal da die Ansichten hierüber, trotz der mannigfachsten Arbeiten über Antheridien, immer noch sehr voneinander abweichen [1]).

Die Angaben Suminskis [2]) und Wigands [3]), wonach das Öffnen beim Eintritt eines bestimmten Reifestadiums „freiwillig" stattfindet, sind keine Erklärung des Vorgangs.

Sonst stehen sich im allgemeinen zwei Ansichten gegenüber:

Nach der einen ist der Druck, der durch Quellen der Spermatozoiden und der zwischen ihnen befindlichen schleimigen granulösen Substanz auf die Wandung des Antheridiums ausgeübt wird, das die Öffnung desselben bewirkende Agens.

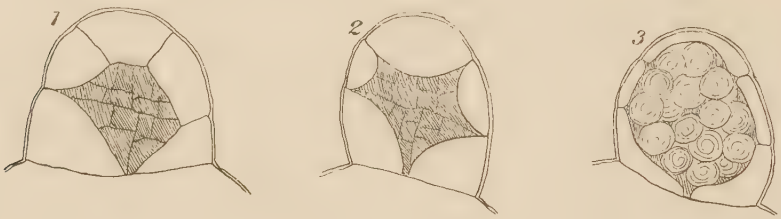

Fig. 3. Woodsia ilvensis. Antheridien verschiedener Entwicklungsstadien. Erklärung im Text.

Nach der anderen wird das Öffnen des Antheridiums durch den Druck der aufquellenden Ringzellen auf den Inhalt bewirkt, es ist also hier das Vorhandensein quellbarer Substanzen in den Ringzellen notwendig.

Ob die eine oder andere dieser Erklärungen oder eine Verbindung beider dem wirklichen Sachverhalt entsprechen, soll im folgenden genau ausgeführt werden.

Sind im Antheridium die Ringzellen und die Deckelzelle gebildet und die Teilungen in der Spermatozoidenmutterzelle abgeschlossen, so nehmen die Wandzellen des Antheridiums (inkl. Deckelzelle) etwa zwei Drittel

1) Siehe Goebel, Organographie 1898, pag. 389.
2) Lesczic-Suminski, Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter, 1848.
3) Wiegand, Bot. Zeitung 1849, pag. 22.

des Gesamtvolumens des Antheridiums ein, während das eine Drittel auf den spermatogenen Innenraum entfällt (Fig. 3, *1*). Die inneren Wände der Ringzellen verlaufen meist in der Weise, daß aus dem Antheridium der Innenraum als ein Doppelkegel herausgeschnitten wird (Fig. 3, *1*), der durch die Deckelzelle und die Basalzelle auf beiden Seiten abgestumpft ist, oder sie wölben sich sogar konvex nach innen vor (Fig. 3, *2*). In dem Maße, wie sich die Spermatozoidmutterzellen von einander durch Verschleimen der Mittellamellen loslösen und sich abrunden, wird von diesen ein Druck auf die Ringzellen und die Deckelzelle ausgeübt, der Innenraum nimmt an Volumen bedeutend zu und allmählich die Form einer Kugel an. Dadurch werden die Wandzellen oft bis zum Schwinden des Lumens zusammengedrückt, sie werden „passiv gespannt" (Fig. 3, *3*).

Durch Auflösen (Verschleimen) der Mittellamelle zwischen Deckelzelle und oberer Ringzelle wird erstere, oder bei geteilter Deckelzelle zumeist das kleinere Teilstück derselben, aus dem Zellenverband losgelöst und hängt nur noch oben mit der das Antheridium überziehenden ziemlich starken Cuticula zusammen (Fig. 4). Gefördert wird diese Loslösung durch das Quellen des Schleimes, in den die Spermatozoiden eingebettet sind und den dadurch auf die Deckelzelle ausgeübten Druck. Damit hat das Antheridium sein „Reifestadium" erreicht.

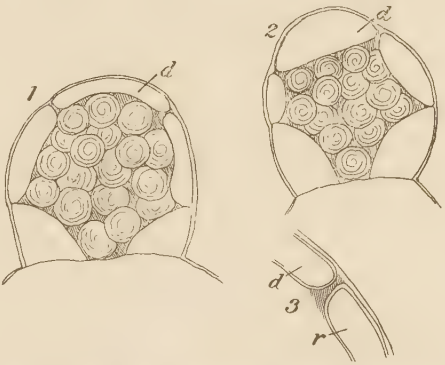

Fig. 4. Woodsia ilvensis. Reife Antheridien. Die Deckelzelle *d* hat sich von der oberen Ringzelle (*r*) losgelöst. *3* Die Trennungsstelle stärker vergrößert.

Daß den äußeren Anstoß zum Öffnen des Antheridiums das Vorhandensein von Wasser gibt und die Öffnung nicht ohne weiteres vor sich geht, darin stimmen die meisten Untersucher überein. Kny[1]), Baucke[2]) und Beck[3]) nehmen an, daß die Wandzellen an der Öffnung aktiv beteiligt sind. Merklin[4]), Thuret[5]) und Straßburger[6]) dagegen geben an, daß das Öffnen

1) Kny, Sitzungsbericht der Berliner Akademie der Wissenschaft 1870, pag. 427.

2) Baucke, Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., Bd. X, pag. 75.

3) Beck, Verhandlungen der zool. botan. Gesellschaft in Wien 1880, pag. 9.

4) Beobachtungen über das Prothallium der Farnkräuter. Petersburg 1850.

5) Annales d. sc. nat. 1849, 3. Ser., No. 11, pag. 7.

6) Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., Bd. VII, pag. 395.

durch Quellen des Schleimes, in den die Spermatozoiden eingebettet sind, bewirkt wird und die Wandzellen nicht aktiv daran beteiligt sind. Weitere Details über den Öffnungsvorgang finden sich nirgends. Allerdings ist die Beobachtung dieses Vorgangs dadurch erschwert, daß durch den beim Öffnen austretenden Schleim die genaue Verfolgung behindert wird. Außerdem vergehen oft Stunden bis ein anscheinend völlig reifes Antheridium, in Wasser gebracht, sich öffnet.

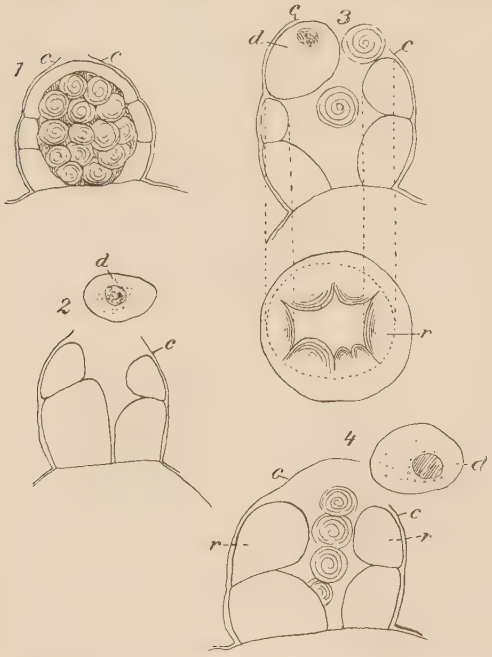

Fig. 5. Woodsia ilvensis. *1* Reifes Antheridium, die Cuticula ist geplatzt. *2—4* Entleerte Antheridien. *c* Cuticula; *d* Deckelzelle; *r* obere Ringzelle.

Wenn wir von der Ansicht, daß die Öffnung durch das Quellen des Schleimes, in den die Spermatozoiden eingebettet sind, bewirkt wird, absehen, so ist für die Entscheidung der Frage: Welches sind die Faktoren, die bei der Öffnung beteiligt sind? zunächst folgendes von Wichtigkeit.

Die beiden Ringzellen[1]) und die Schwesterzelle der oberen Ringzelle, die Deckelzelle resp. deren Teilstücke, weisen, was ihren Inhalt betrifft, keine Verschiedenheit auf. Im fertigen Zustand enthalten sie meist gar kein oder nur sehr wenig Chlorophyll, außer dem deutlich sichtbaren Zellkern ist nur wenig körniges Protoplasma enthalten. Durch Färbungen mit schleimfärbenden Reagentien, besonders mit dem empfindlichen Rutheniumrot, wurde festgestellt, daß in Ring- und Deckelzellen ein wasserheller Schleim abgelagert ist.

Der Öffnungsmechanismus ist bei den von mir untersuchten Cyatheaceen und Polypodiaceen-Antheridien im wesentlichen überall der nämliche, und ich glaube, daß er auch, soweit die diesbezüglichen Angaben

1) Bei der Beschreibung der Antheridien nehme ich, wenn nichts anderes angegeben, das zweistöckige Antheridium (mit zwei Ringzellen) als Normalfall an.

hierüber Schlüsse gestatten, bei den anderen Familien der leptosporangiaten Farne von diesem Typus nicht bedeutend abweicht.

Was die Vorgänge beim Öffnen betrifft, so zeigen dieselben mutatis mutandis eine große Ähnlichkeit mit den von Goebel[1]) für die Moosantheridien ausführlich beschriebenen. Durch Wasseraufnahme findet in den Wandzellen eine Volumenzunahme statt. Durch den Druck der unteren Ringzelle auf die Spermatozoiden werden diese gegen das apikale Ende des Antheridiums gedrängt. Dadurch wird der Druck der oberen Ringzelle und der Deckelzelle nach innen aufgehoben. Andererseits wird durch ihre Wasseraufnahme ein Zusammenpressen verhindert. Jedenfalls gleichen sich hier Druck und Gegendruck aus, da durch Messungen vor der Öffnung Schwankungen im Querdurchmesser dieser beiden Zellen nicht festgestellt werden konnten. Nach einiger Zeit kann die stark gespannte Cuticula dem Druck nicht mehr das Gleichgewicht halten und platzt an der Stelle des stärksten Druckes (Fig. 5). Eine durch ihren von den übrigen Teilen der Cuticula abweichenden Bau prädestinierte Aufrißstelle ist nicht vorhanden. Die Druckrichtung ist abhängig von dem Bau der unteren Ringzelle. Ist dieselbe z. B. schief, d. h. ihre der Außenseite anliegende Wand nicht überall gleich hoch, so wird die Aufrißstelle der Cuticula dadurch mehr oder weniger seitwärts verlegt (Fig. 6). Bei stark turgeszenten Antheridien von feuchten Kulturen vergrößert sich das Loch in der Cuticula sehr rasch, die Deckelzelle oder deren Teilstück löst sich von dieser los, und gelangt durch die Öffnung in das umgebende Wasser, wo sie sich durch Wasseraufnahme bald stark ausdehnt, so daß sie als ein kugeliges oder eiförmiges Gebilde vor der Öffnung liegen bleibt (Fig. 5). Bei kümmerlichen Antheridien trockener Kulturen vergrößert sich der Riß nur langsam. Platzt die Cuticula mehr seitlich, so ist häufig beobachtet worden, daß sich die Deckelzelle gar nicht von der Cuticula ablöst, sondern die

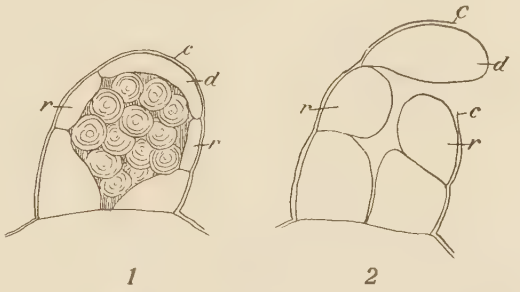

Fig. 6. Woodsia ilvensis. Das gleiche Antheridium geschlossen (*1*) und entleert (*2*). *c* Cuticula; *d* Deckelzelle; *r* obere Ringzelle.

1) Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Supplement aux annales du jardin botanique de Buitenzorg 1898. — Ders., Organographie 1898, pag. 238.

Spermatozoiden durch einen Spalt zwischen oberer Ringzelle und Deckelzelle ins Wasser austreten (Fig. 6). Das Auspressen der Spermatozoiden erfolgt in der bekannten Weise durch starke Quellung der Ringzellen, wobei in denselben Faltungen auftreten, von der Mitte radial nach allen Seiten ausstrahlen (Fig. 5, *3*; Fig. 7), die von den Untersuchern verschieden gedeutet wurden. Von den ältesten[1]) sind sie als Scheidewände gedeutet worden, von den meisten als „sternförmige Aufrißstelle der Deckelzelle“[2]). Baucke spricht allerdings trotzdem auch von Faltungen in den Ringzellen. Die in Engler-Prantl[3]) von Kny übernommene Abbildung eines geöffneten Antheridiums, die Kny richtig gedeutet hat, ist dortselbst falsch, indem die von Kny als Ringzelle mit Faltungen gedeutete Zelle in Engler-Prantl als Deckelzelle bezeichnet ist. Auf die Deutung der einzelnen Autoren einzugehen dürfte wohl zu weit führen, die diesbezügliche Literatur findet sich ausführlich bei Heim[4]). Soviel steht jedoch fest, daß die Ringzellen mit ihren

Fig. 7. Woodsia ilvensis. Antheridien entleert von oben. *r* obere Ringzelle; *c* Cuticula. (Punktiert die Ansatzstelle der Deckelzelle.)

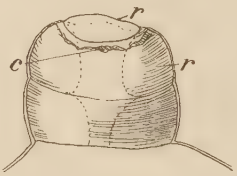

Fig. 8. Woodsia ilvensis. Antheridium von der Seite, entleert. *c* Cuticula; *r* obere Ringzelle.

sternförmigen Falten und ihre Deutung als durchbrochene Deckelzelle den Anlaß zu dem Irrtum gegeben haben, daß die Öffnung der Polypodiaceen-Antheridien durch einen sternförmigen Riß in der Deckelzelle erfolgt. Die Faltungen in den Ringzellen kommen dadurch zustande, daß sich diese nicht gleichmäßig nach außen und innen ausdehnen können, da ihnen die Cuticula auf der Außenseite einen Widerstand entgegensetzt.

Betrachtet man das entleerte Antheridium von oben, so ist die Cuticula ohne Färbung in den seltensten Fällen zu sehen (Fig. 7). Bei der Seitenansicht ist sie jedoch sehr deutlich sichtbar (Fig. 8). Daß auch bei den Polypodiaceen-Antheridien die Deckelzelle „in manchen

1) Merklin, l. c., z. B. Taf. II, Nr. 4.
2) Baucke, Pr. Jahrb., Bd. X, Taf. VIII, Nr. 17.
3) Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. I, Heft 4.
4) Heim, Flora 1895.

Fällen" abgehoben wird, gibt schon Thuret[1]) an, dessen Untersuchungen und Zeichnungen für die damalige Zeit sicher mit als die sorgfältigsten und exaktesten angesehen werden können.

Als Material zu vorstehenden Antheridienstudien dienten Cibotium Schiedei, Hemitelia aspera, Cyathea dealbata, Diacalpe aspidioides, Woodsia obtusa, Woodsia ilvensis und hyperborea, Cytopteris fragilis, Athyrium filix femina, Asplenium Ruta muraria, Scolopendrium officinale (Fig. 9), Pteris serrulata und Polypodium aureum.

Bevor ich die Betrachtung der Antheridien beschließe, möchte ich noch eine Frage aufwerfen, deren Beantwortung mir zur Beurteilung der früheren Ansichten über die Öffnungsweise der Antheridien von Wichtigkeit erscheint: Warum wurde bei den einen Gruppen der leptosporangiaten Farne das Abheben der Deckelzelle erkannt, bei den anderen nicht? Offenbar deshalb, weil bei den einen Gruppen die als sternförmig durchbrochene Deckelzelle gedeutete obere Ringzelle nicht so deutlich sichtbar war. Dies ist der Fall bei den Antheridien mit geteilten Deckelzellen, wo das Antheridium nach dem Öffnen oben nicht mit einer geschlossenen Ringzelle abschließt, sondern mit dem Teilstück der Deckelzelle. Bei diesem kommt eine Einfaltung normalerweise nicht zustande, denn die Zelle kann sich, da sie keine geschlossene Ringzelle ist, nach erfolgter Öffnung nach allen Seiten gleichmäßig ausdehnen. Ich entnehme aus Heim[2]) die Zusammenstellung der Öffnungstypen für die verschiedenen Familien:

Fig. 9. Scolopendrium officinale. Antheridien entleert.

a) Deckelzellen geteilt, springen ab: Hymenophyllaceen, Cyatheaceen, Osmundaceen, Gleicheniaceen[3]) (Deckelzellen mitunter in zwei Hälften geteilt), Lygodium.

1) Thuret, l. c.

2) l. c.

3) Aus den Rauwenhoff'schen Zeichnungen in Arch. Neerland. d. sc. 1891, Bd. XXIV, lassen sich jedoch nicht alle Details klar ersehen.

b) Deckelzellen ungeteilt, durchbrochen: Polypodiaceen, Aneimia, Mohria.

Die ungeteilten Deckelzellen der beiden Schizaeaceen Aneimia und Mohria werden durchbrochen, während bei Lygodium mit geteilter Deckelzelle die Teilzelle abgeworfen wird.

In abnormen Fällen kommt wohl eine Durchbrechung der Deckelzelle vor. Bei normal geöffneten Antheridien konnte ich die Reste einer durchbrochenen Deckelzelle auch nach Färbung nicht feststellen, immer nur die geplatzte Cuticula.

Der Unterschied zwischen den Cyatheaceen-Antheridien und denen der Polypodiaceen: daß bei den ersteren die Deckelzelle bzw. ein Teilstück derselben abgehoben wird, bei den letzteren durchbrochen, muß demnach fallen, als einziges sicheres unterscheidendes Merkmal kommen die Teilungen der Antheridiendeckelzelle in Betracht, welche bei den Polypodiaceen im allgemeinen, soweit Untersuchungen darüber vorliegen, fehlen. Übergänge kommen bei der Gattung Woodsia vor.

Fassen wir die bei der Geschlechtsgeneration gewonnenen Gesichtspunkte zusammen, so lassen sich wohl die Haarbildungen wie die verschiedenen Formen im Bau der Antheridien unschwer in fortlaufende Reihen anordnen. Es ist zweifellos, daß hier die Woodsieen den Übergang zwischen den Cyatheaceen und den Polypodiaceen vermitteln.

Haare.	Antheridien.
1. Cyatheaceen:	
Typische mehrzellige Haare (teilweise flächenförmig ausgebildet).	Deckelzelle stets geteilt, normal 1, aber auch 2 und 3 Teilungen.
2. Diacalpe aspidioides:	
Starke Neigung zur Bildung mehrzelliger Haare, Drüsenhaare meist auf einem Postament von 2—3 Trägerzellen.	Deckelzelle geteilt; mehr als eine Teilung tritt selten auf.
3. Woodsia obtusa:	
Mehrzellige borstenförmige Haare fehlen, Drüsenhaare stehen auf Trägerzelle, die manchmal 1—2 Querteilungen aufweist. Randzellen starke Neigung zur Fadenbildung.	Deckelzelle geteilt in eine kreisrunde und eine sichelförmige Zelle; mehr Teilungen treten nicht auf.
4. Woodsia ilvensis:	
Einzellige Drüsenhaare, die manchmal auf einer einzelligen Trägerzelle aufsitzen.	Deckelzelle ungeteilt. Auftreten einer einzigen Teilungswand sehr selten.
5. Cystopteris und andere Polypodiaceen.	
Niemals mehrzellige Drüsenhaare.	Deckelzelle stets ungeteilt.

Auffallend ist in obenstehender Tabelle der Parallelismus der beiden Reihen; bei den Antheridien und den Haarbildungen geht gleichzeitig eine Reduktion in der Zahl der Teilungen vor sich. Ob die Reihen als natürliche aufzufassen sind, wird sich, soweit hier überhaupt Schlüsse erlaubt sind, bei der Vergleichung mit den entsprechenden Sporengenerationen ergeben[1]).

Die Untersuchung der Prothallien der interessanten Gattung Hypoderris scheiterte leider an der Keimunfähigkeit des mir zur Verfügung stehenden Sporenmaterials.

c) Abnorme Bildungen und biologische Notizen.

Am meisten plastisch, sagt Goebel[2]), sind die Farnprothallien. Man kann sagen, auf jeder Prothallienkultur findet man interessante Formen, die geradezu zur biologischen Erklärung reizen, natürlich mit dem Nebengedanken, dadurch neue Gesichtspunkte und Zusammenhänge in dem — ich darf wohl sagen Wirrwar — der Farnprothallien zu finden.

Als „Alterserscheinungen" möchte ich die Gesamtheit aller Veränderungen zusammenfassen, die bei Unterdrückung der Embryobildung an Prothallien eintreten, nachdem der ursprüngliche Vegetationspunkt, der im vorliegenden Fall in der Herzbucht liegt, sein Wachstum eingestellt hat. Daß das Eintreten dieses Zeitpunktes bei den verschiedenen Farnen sehr stark variiert, geht aus den Versuchen Goebels[3]) mit Osmunda hervor. Bei Woodsia ilvensis tritt er unter anscheinend normalen Bedingungen ziemlich früh ein. Daß Alterserscheinungen bei ein und derselben Spezies unter verschiedenen Außenbedingungen in verschiedener Weise zum Ausdruck kommen, geht aus folgendem Versuch hervor.

Zwei Kulturen von Woodsia ilvensis, deren Sporen allerdings verschiedenen Provenienzen entstammten, hatten bei mittlerer Feuchtigkeit normale herzförmige Prothallien mit Mittelpolster und beiderlei Geschlechtsorganen entwickelt. Nach etwa 10 Monaten traten regellos

1) Goebel, Organographie, pag. 421: „Aber es wird bei unseren jetzigen Kenntnissen auf eine einigermaßen sichere phylogenetische Deutung der Prothallien überhaupt nicht zu rechnen sein, wir werden uns begnügen müssen überhaupt Zusammenhänge aufzufinden, deren genetische Bedeutung unsicher bleibt".

2) Organographie, pag. 403.

3) Goebel, Bot. Zeitung 1877.

zerstreut auf den Prothallienflächen beider Kulturen Adventivprothallien auf.

Die eine wurde nun bei maximaler Feuchtigkeit, die andere bei maximaler Trockenheit weiter kultiviert. Die Beleuchtung war keine intensive, die Kulturen befanden sich im Arbeitssaal des Instituts an einem Nordfenster und waren mit einer gewöhnlichen Glasscheibe bedeckt.

Die Prothallien der Feuchtkultur zeigten nach etwa einem Monat alle das gleiche Aussehen. Sie hatten sich in die Höhe gerichtet und wiesen sämtlich am Rande eine starke Kräuselung auf. Diese war dadurch hervorgerufen, daß an verschiedenen Stellen des Randes neue Meristeme entstanden, an denen zahlreiche autikline Teilungswände gebildet wurden.

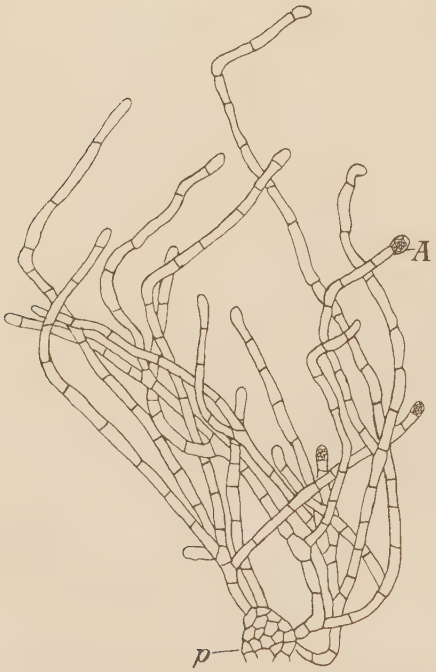

Fig. 10. Woodsia ilvensis. Losgetrenntes Prothalliumstück (*p*) in schwacher Beleuchtung, zu fadenförmigen Zellen mit einzelnen endständigen Antheridien (*A*) entwickelt.

Ein ganz anderes Bild bot die Trockenkultur. Hier hatte sich fast jedes Prothallium zu einem kleinen Räschen umgebildet. Massenhaft waren auf der Prothalliumfläche Adventivprothallien gebildet worden, die mit wenigen Ausnahmen Zellfäden darstellten, an denen teilweise Antheridien auftraten. Es war also hier die Fadenbildung bei normaler Beleuchtung durch geringe Feuchtigkeit und dadurch bedingtem Mangel an der nötigen Nährstoffzufuhr erreicht.

Von beiden Kulturen wurden im ersten Fall einzelne Lappenstücke, im letzteren solche mit fädigen Adventivprothallien separiert und auf feuchtem Torf unter Glasglocken, die mit gewöhnlichem weißen Papier bedeckt waren (also bei abgeschwächtem Licht) weiterkultiviert. Es wuchsen nun auch die der ursprünglichen Feuchtkultur entnommenen Prothallienstücke zu fadenförmigen Adventivprothallien aus. Diese verzweigten sich bald, ebenso wie die der Trockenkultur, sehr reichlich.

Teilweise trugen die Endzellen der Zellfäden Antheridien von normaler Ausbildung (Fig. 10). Ein Versuch, diese Fadenprothallien durch Darbietung günstiger Ernährungs- und Beleuchtungtverhältnisse zur Bildung von normalen Prothallien oder zur Archegonienbildung zu bewegen, hatte leider ein negatives Resultat. Da keine Rhizoiden ausgebildet waren und die Fäden dem Substrat nicht anlagen, konnten sie jedenfalls die ihnen dargebotenen Nährstoffe nicht genügend ausnützen; nach kurzer Zeit starben sie ab.

Wie verschieden Prothallien auf Reize, je nach dem Zeitpunkt des Eintretens derselben, reagieren, soll durch Gegenüberstellung eines zweiten biologisch interessanten Falles dargetan werden.

Eine Kultur von Woodsia ilvensis hatte unter normalen Kulturbedingungen nach etwa 5 Monaten herzförmige Prothallien mit Mittelpolster und beiderlei Geschlechtsorganen hervorgebracht. Durch Auflegen einer Mattglasscheibe auf die Kulturschale und Herabsetzung der Feuchtigkeit trat Entwicklungshemmung ein, die zunächst das Einstellen des Randwachstums zur Folge hatte. Durch das Auftreten von Grünalgen und Pilzen starben die Rhizoiden und auch die Basis der Prothallien größtenteils ab. Das Meristem in der Herzbucht wölbte sich bald durch Bildung zahlreicher perikliner Teilungswände höckerartig in der Verlängerung des Mittelpolsters vor und wuchs zu einem im Querschnitt elliptischen bis kreisrunden zylindrischen Fortsatz aus (Fig. 11, *1*).

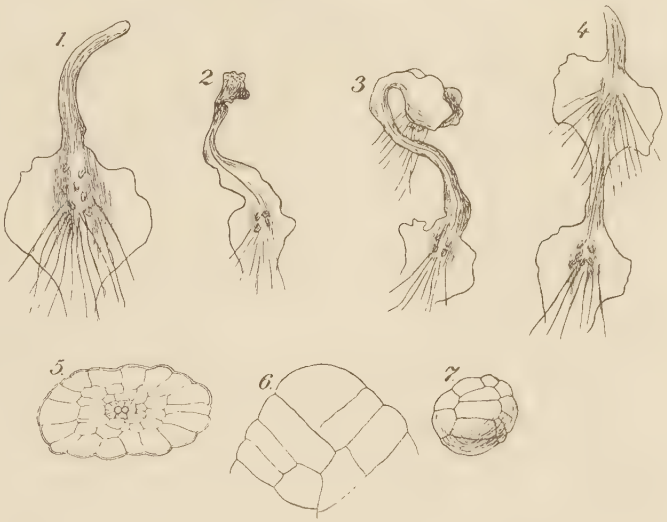

Fig. 11. Woodsia ilvensis. *1* Prothallium mit zylindrischem Fortsatz. *2* Knöllchenbildung am Ende des Fortsatzes. *3* Rückschlag zum flächenförmigen Prothallium. *4* Wiederholte Bildung eines Fortsatzes. *5* Querschnitt durch einen solchen mit zwei Tracheiden in der Mitte. *6* und *7* Scheitel eines Fortsatzes im Längsschnitt und von oben.

Es sind derartige Bildungen schon bei verschiedenen Farnen bebeobachtet und als apogame Sprossungen bezeichnet worden [1]). Die biologische Erklärung solcher Bildungen ist jedoch meist unterlassen worden. Ich möchte deshalb zunächst darauf etwas näher eingehen, bevor ich ihre Bedeutung für die Frage der Apogamie bespreche.

Der zylindrische Fortsatz hatte typisches Scheitelwachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle (Fig. 11, *6* und *7*) und erreichte allmählich eine durchschnittliche Länge von 3—4 mm. In diesen setzten sich die bereits sehr früh im Gewebe des Mittelpolsters entstehenden Tracheiden fort, die im Querschnitt meist in der 2 — 3 - Zahl vorhanden waren (Fig. 11, *5*). Um diese gruppierte sich ein meist einschichtiges kleinzelliges Gewebe aus im Längsschnittt rechteckigen, langgestreckten Zellen, die durch ihren reichlichen protoplasmatischen Inhalt auffielen und denen jedenfalls stoffleitende Funktionen zukommen. In späteren Stadien entwickelte sich die wachsende Spitze der Fortsätze zu stärke- und reservestoffreichen Knöllchen (Fig. 11, *2*). Biologisch handelt es sich hier zweifellos um eine analoge Bildung, wie sie Goebel [2]) bei Anogramme chaerophylla beschrieben hat, um eine künstlich hervorgebrachte „Einrichtung zum Überstehen von Trockenperioden".

Die Tatsache, daß unter normalen Umständen bei Woodsia ilvensis der Sporophyt aus der befruchteten Eizelle hervorgeht, lassen die Frage nicht ungerechtfertigt erscheinen, ob es sich hier überhaupt um eine apogame Bildung handelt. Das Auftreten von Tracheiden, welche „normal" nur der ungeschlechtlichen Generation angehören [3]), macht dies sehr wahrscheinlich.

Das einheitliche Bild, welches die ganze Kultur bot, gab Veranlassung sich diese Form der Apogamie aus den Kulturbedingungen zu erklären [4]).

---

1) Merklin, Beobachtungen an den Prothallien der Farnkräuter 1880, Taf. VII, Fig. 6. — Farlow, Über ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farnprothallien. Bot. Zeitung 1874, pag. 181. — Druery, Ferns aposporous and apogamous. Science Progrees, Tome V, pag, 242 ff. — Lang, W. H., Preliminary Statements the developments of Sporangia upon Fern Prothalli. Proceed. of the royal Soc. of London 1897, Vol. LX.

2) Goebel, Bot. Zeitung 1877.

3) Goebel, Organographie, pag. 431.

4) Leider ist es mir nicht gelungen, trotz Darbietung der nämlichen Verhältnisse, die Erscheinung bei anderen Kulturen einheitlich von neuem hervorzurufen, ich konnte dabei immer nur wieder Einzelfälle solcher Sprossungen konstatieren.

Es gibt allerdings eine ganze Reihe von Farnen, bei denen die Apogamie ein inhärenter Speziescharakter zu sein scheint[1]). Es sind aber auch zahlreiche Fälle bekannt, wo Apogamie neben sexuell erzeugten Embryonen auftritt.

Ich bin wie Goebel[2]) der Überzeugung, daß sich die Apogamie als „Korrelationserscheinung" erklären lassen müsse. Es ist nicht der Zweck der nun folgenden Kulturversuche, eine Entscheidung darüber treffen zu wollen, ob unser Fall als apogame Sprossung zu bezeichnen ist, vielleicht geben dieselben aber Anhaltspunkte, wenn man der biologischen Klärung der Apogamie etwas näher gerückt ist.

Versuch I.

Fragestellung: Ist es möglich, durch bestimmte Kulturbedingungen die apogamen Anlagen zur weiteren Entwicklung in der Richtung der ungeschlechtlichen Generation zu veranlassen?

1. Die Prothallien mit zylindrischem Fortsatz wurden einzeln auf sterilisiertem Torf, der mit Knop'scher Nährlösung getränkt war, pikiert und möglichst intensivem Sonnenlicht bei mäßiger Feuchtigkeit ausgesetzt (mit Glasglocke bedeckt).

2. Die zylindrischen Fortsätze wurden von den Prothallien losgetrennt und in derselben Weise wie 1. kultiviert.

Durch die starke Lichtintensität sollte die Bildung von Sporangien angeregt und die Prothallienentwicklung unterdrückt werden, da, wie Goebel nachwies, ein wesentlicher Faktor für die Sporangienentwicklung starke Beleuchtung ist, während diese nicht das Optimum für das Wachstum der Prothallien ist.

Ein großer Teil der pikierten Pflanzen ging natürlich ein.

Die Prothallien der Kultur 1[3]) starben größtenteils allmählich ab, bei den am Leben gebliebenen bildete sich die Spitze des zylindrischen Fortsatzes zu einem Knöllchen um, irgendwelche Bildung von Geschlechtsorganen oder Rhizoiden fand nicht statt. Auf diesem Stadium verharrten diese Fortsätze monatelang ohne jegliche sichtbare Veränderung. Da

1) Wie weit dieselbe vielleicht auf einer Vererbung erworbener Eigenschaften beruht, ist nicht bekannt.

2) Goebel, Organographie, pag. 401, spricht von Apogamie: Alles Erscheinungen, die, wie mir scheint, auf eine Störung hindeuten, deren Folge dann auch das ungeschlechtliche Auftreten neuer Pflanzen am Prothallium ist.

3) Diese Kultur bildet gewissermaßen ein Gegenstück zu den von Heilbronn kürzlich gemachten Versuchen (Flora, Bd. CI, Heft 1), der durch ähnliche Kulturbedingungen an apogamen Pflanzen normale Embryonen zu erzielen versuchte. Es gelang ihm dies ebensowenig, wie hier die Erzielung eines apogamen Sporophyten.

einer nach dem anderen abstarb und ich das dem intensiven Sonnenlicht zuschrieb, verpflanzte ich den Rest, hielt ihn feucht und bei mäßiger Beleuchtung. Es trat nun bald eine Veränderung ein. Die Knöllchen bildeten sich teilweise zu Prothallien um und entwickelten normale Archegonien oder diese entstanden direkt auf den Knöllchen, desgleichen bildeten sich auf beiden zahlreiche Rhizoiden. Die Reste des ursprünglichen Prothalliums bildeten zahlreiche männliche Adventivsprosse. Bei einigen trat dann normale Embryobildung auf und es entwickelten sich Keimpflanzen.

Die isolierten Fortsätze der Kultur 2 verhielten sich durchweg rein passiv. Es wurden keine Rhizoiden gebildet, ein merkliches Längenwachstum der Fortsätze war nicht zu konstatieren, aber trotzdem erhielt sich eine ganze Reihe davon lange Zeit gesund und grün. Auch hier war teilweise Knöllchenbildung eingetreten, sonst aber keinerlei Veränderung. Die ebenfalls verpflanzten überlebenden Fortsätze wurden wie die von Kultur I behandelt.

Fig. 12. Zylindrischer Fortsatz von Woodsia ilvensis. Knöllchenbildung, Spreuschuppen (*sp*), Archegonien (*a*).

Nur zwei konnten gerettet werden. In den auf der Spitze gebildeten Knöllchen häuften sich immer mehr Reservestoffe an und es kam zu reichlicher Archegonien- und Rhizoidenbildung. An dem einen kam es zur Bildung von Spreuschuppen, wie sie bei apogamer Sprossung normal auftreten. Während 6 Monaten traten irgendwelche weitere Veränderungen nicht ein (Fig. 12).

Versuch II.

Daß die Neigung zur Bildung solcher zylindrischer Fortsätze auch bei veränderten Kulturbedingungen vorhanden ist und dann

durch Verminderung der Beleuchtungsintensität wieder hervorgerufen werden kann, sollte folgender Versuch zeigen.

Die Prothallien mit zylindrischen Fortsätzen wurden einzeln pikiert; durch für Prothallienbildung möglichst günstige Ernährungsbedingungen entwickelten sich bald gewöhnliche Prothallienlappen mit normaler Herzbucht und zahlreiche Archegonien wurden auf dem Mittelpolster gebildet. Die Pflanzen wurden sodann, soweit sie nicht zur Embryobildung gekommen waren, unter die gleichen Verhältnisse gebracht, unter denen die zylindrischen Fortsätze entstanden waren. Nach kurzer Zeit begann vom Meristem der Herzbucht der neugebildeten Prothallienfläche ausgehend von neuem die Bildung zylindrischer Fortsätze.

Ob die Bildung von Tracheiden und das Auftreten von Spreuschuppen allein die Deutung der Erscheinung als Apogamie rechtfertigt, erscheint mir fraglich, da es in keinem Falle gelungen ist, die Fortsätze zur Blattbildung zu veranlassen.

3. Der Sporophyt.

In der allgemeinen Einleitung wurde schon andeutungsweise auf die Einteilungsprinzipien der leptosporangiaten Farne hingewiesen. Je weiter wir in der genauen Kenntnis der Farne fortschreiten, desto unzureichender werden jene, und desto mehr verdienen sie den Namen künstlicher Einteilungsprinzipien.

Früher begnügte man sich, möglichst scharf umschriebene Gruppen, aufzustellen, wo man jeder Pflanze seinen festen Platz anweisen konnte, heute suchen wir phylogenetische Reihen und Zusammenhänge und hierbei kommen wir mit den beiden Merkmalen, Annulusverlauf und Indusienbildung, nicht mehr aus, wenn sie auch immer mit die wichtigsten bleiben werden. Der einfachste Weg ist freilich der von Christ eingeschlagene, der sich die unbequemen Formen vom Halse schafft, indem er sie als Parallelbildungen diagnostiziert[1]).

Die nahe Verwandtschaft der Woodsieen mit den Cyatheaceen wird in neuerer Zeit ganz allgemein anerkannt.

Prantl[2]), der die Bildung der Sporangien aus dem Vegetationspunkt eines Blattstrahles für das Ursprüngliche erklärte, stellt an den Anfang seiner Reihe der leptosporangiaten Farne die randfrüchtigen

1) Christ, Farnkräuter der Erde, pag. VII: „Wir sehen Diacalpe, die im gesamten Aufbau ein Aspidium ist, im Sorus eine Cyathea nachahmen, wir sehen Loxsoma, eine Davallia, einen Sorus, ähnlich dem von Trichomanes, tragen".

2) Prantl, Das System der Farne, Arbeiten des botanischen Gartens zu Breslau 1892.

Hymenophyllaceen und läßt aus diesen als gleichwertige Reihen die Polypodiaceen und Cyatheaceen entstehen, indem er an den Anfang der ersteren die Dennstädtiinae mit randständigen Soris und die Aspidiinae mit unterständigen Soris anreiht, wozu er auch Woodsia und Verwandte stellt; die Dicksonieen sollen den Übergang zwischen Hymennophyllaceen und Cyatheaceen vermitteln.

Nach der neuesten Einteilung von Bower [1]), der der Gedanke zugrunde liegt, daß die sporentragenden Gewebe entwicklungsgeschichtlich primär, die vegetativen sekundär sind, also die Laubblätter ursprünglich alle fertil waren, sind die Dicksonieen von den Cyatheaceen getrennt und, was zweifellos auch das Richtige ist, die Polypodiaceen als polyphyletische Familie dargestellt. Hier werden Woodsia und die verwandten Arten direkt an die Cyatheen angeschlossen. Sie bilden in der Sorusbildung einen Übergang zwischen den Gradatae und Mixtae. Etwas bestimmter formuliert Lotsy [2]) den im wesentlichen von Bower entnommenen Stammbaum. Er läßt in drei parallelen Reihen aus Loxsomaceen ähnlichen Formen die Cyatheaceen, Dicksonieen und Hymenophyllaceen entstehen. Die Gruppe der Woodsieen, in der von Diels und Christ aufgestellten Begrenzung erleidet dadurch eine Zweiteilung, indem Cystopteris und Verwandte von der Dicksonia-Davallia-, Woodsia und Verwandte von der Cyathea-Onocleareihe hergeleitet werden.

Ich bin hier auf die systematische Frage nur soweit eingegangen, als sie für die folgenden Untersuchungen als Grundlage in Betracht kommt.

a) Sporangien, Sorusentwicklung.

Im Bau der fertigen Sporangien stimmen Diacalpe und Peranema sowohl wie die übrigen untersuchten Woodsieen (Woodsia obtusa, Woodsia ilvensis und glabella, Hypoderris) vollkommen mit den übrigen Polypodiaceen überein. Bei Diacalpe verläuft der Annulus allerdings nicht genau vertikal über den Scheitel des Sporangiums, sondern wird durch das ungleiche Wachstum der ursprünglich gleichgroßen Hälften etwas seitlich verschoben. Es wird diese Erscheinung als Annäherung an das Cyatheaceensporangium gedeutet.

Die unverdickten Stomiumzellen sind jedoch stets streng horizontal angeordnet, die Öffnung erfolgt in der für die Polypodiaceen charakteristischen Weise. Der Annulus ist kein vollständiger, sondern wird durch die Ansatzstelle des Stieles unterbrochen Derartige Verschiebungen kommen

1) Bower, F. O., Origin of a Land Flora 1908, pag. 653.
2) Botanische Stammesgeschichte 1909, Bd. II; pag. 664.

bei verschiedenen Polypodiaceen gelegentlich vor. Auch die Entwicklung der Sporangien und Anlage des Annulus bieten keine Verschiedenheiten [1]).

Wichtigere Unterschiede ergeben sich bei der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sori. Von Diacalpe und Peranema konnte ich mir leider kein Material zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen verschaffen. Hier ist es ja — nach dem Bau des fertigen Sorus zu schließen — unzweifelhaft, daß er ein Receptaculum besitzt, das bei Diacalpe direkt als Gewebepolster der Blattfläche aufsitzt, während es bei Peranema langgestielt ist. Es liegt also der Zusammenhang mit den Gradaten Bowers, speziell den Cyatheaceen klar. Von den übrigen Woodsieen nähert sich den Gradaten Woodsia obtusa. Hier beginnt die Sorusbildung damit, daß sich auf der Blattunterseite zunächst eine Zellgruppe vorwölbt, auf der dann die Sporangien in unbestimmter Reihenfolge sich entwickeln (Fig. 13, *4—6*). Eine Fortsetzung von Tracheiden in das Gewebe des Receptaculums findet nicht statt.

Bei Woodsia ilvensis und glabella entstehen die Sporangien direkt aus der Blattunterseite, nachdem die an der Bildung der Sporangien beteiligten Epidermiszellen sich vorher geteilt haben, in regelloser Folge. Ein Emporwölben der Sorusbasis findet auch nachträglich nicht statt. Ebenso liegen die Verhältnisse bei dem verwandten Hypoderris Brownii und bei dem möglicherweise in demselben Verwandtschaftskreis gehörigen Cystopteris. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Ausbildung eines Receptaculums in Beziehung steht zu der Menge der Sporangien. Besonders bei Woodsia glabella und Hypoderris ist hier ein ursächlicher Zusammenhang nicht ausgeschlossen, da die Zahl der Sporangien eine sehr geringe ist.

b) Indusium.

Ein Moment, auf den meiner Ansicht nach besonders in der neuesten Systematik zu wenig Gewicht gelegt wird, ist die Indusienbildung. Außer von Burck [2]) liegen besonders über die Entwicklungsgeschichte noch wenig genaue Untersuchungen vor. Gerade im vorliegenden Fall ist die Prüfung dieser Verhältnisse von Wichtigkeit, da in der Gruppe der Woodsien sicherlich eine allmähliche Reduktion im Bau des unterständigen Indusiums bis zum fast vollständigen Auflösen desselben in Einzelhaare vor sich gegangen ist. Die Feststellung dieser

1) Vgl. Kündig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Polypodiaceensporangien (Hedwigia 1888).

2) Burck, W., Over de ontwieklingsgeschiedenis an den aard van hed indusium der Varens. Nederland. Kruidk. Arch. II, 1875.

Tatsache gibt uns allerdings keinen Beweis für die Verwandtschaft der Woodsieen mit den Cyatheaceen. Wir haben hier vielmehr eine Entwicklungsreihe im Bau des Indusiums, die bei den Cyatheaceen parallel verläuft, denn auch bei diesen können wir die Reduktion des bei der Gattung Cyathea meist kugelig geschlossenen Indusiums zu einem häutigen schuppenförmigen bei Hemitelia, bis zum vollständigen Schwinden bei Alsophila feststellen. Die nämlichen Ansichten äußert auch Bower[1]); die Bedeutung der Indusien für die Systematik scheint er indes für eine untergeordnete zu halten: „We shall then hold the indusium to be an inconstant body, varying in occurrence and in position, and the term will be used to designate outgrowths protective of the sorus what ever their position and wathever their evolutionary history may have been". Mag man über den Wert des Indusiums als systematisches Merkmal verschiedener Ansicht sein, für die systematische Stellung gerade der Woodsieen scheint mir die genaue Kenntnis der Indusien und ihrer Entwicklung von großer Bedeutung.

Bei Diacalpe und Peranema ist im Bau des Indusiums eine völlige Übereinstimmung vorhanden mit gewissen Cyathea-Arten. Es besteht aus derbwandigen, stark verdickten Zellen, ist anfangs geschlossen und öffnet sich bei Diacalpe durch mehrere unregelmäßige Risse am Scheitel, bei Peranema teilt es sich in zwei Klappen.

Den genannten Arten am nächsten scheint Hypoderris mit schüsselförmigem gewimpertem Indusium zu stehen, das an der Basis lückenlos zusammenhängend ist. Im wesentlichen hiervon verschieden liegen die betreffenden Verhältnisse bei Woodsia obtusa. Rings um den die Bildung des Sorus einleitenden Zellhöcker wölbt sich eine Gruppe von Epidermiszellen vor, die das hier nur der Kürze wegen als Receptaculum zu bezeichnende Gebilde als einschichtiger Ringwall umgibt und zwar in der Weise, daß dieser das Receptaculum nicht allseitig umschließt, sondern gegen den Blattrand zu offen läßt (Fig. 13, *5*). Es geht also, was noch ausdrücklich hervorgehoben werden soll, das Indusium nicht aus dem Receptaculum, sondern aus den umgebenden Epidermiszellen hervor.

Später treten auf der dem Blattrand zugewandten Seite noch einzelne isolierte Indusialhaare auf. In seinem weiteren Wachstum zerfällt der Ringwall in einzelne Lappen, indem je zwei, drei oder mehr nebeneinander liegende Zellen zu kleineren Zellflächen auswachsen (Fig. 13, *6*, *8*). An den Enden der Lappen stehen zahlreiche Drüsenhaare. Auch die

1) Bower, Origin of a Land Flora, pag. 637.

isoliert stehenden Indusialhaare wachsen zu kleineren Zellflächen aus. Das Indusium ist also kein geschlossenes und zerreißt nicht nur in wenige breite Lappen[1]), sondern ist von Anfang an in mehrere Lappen gegliedert.

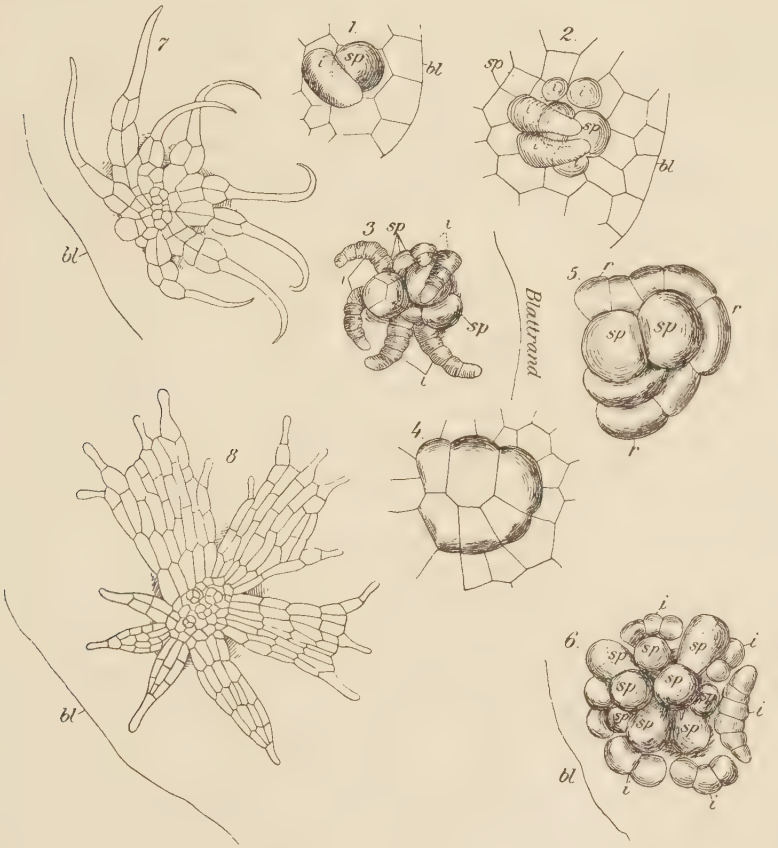

Fig. 13. *1* Woodsia ilvensis, ganz junge Sorusanlage; *sp* Sporangium, *i* Indusialhaare. *2* Woodsia ilvensis, weiteres Stadium; *sp* Sporangium, *i* Indusialhaare. *3* Woodsia ilvensis, weiteres Stadium; *sp* Sporangium, *i* Indusialhaare. *4* Woodsia obtusa, Anlage des Receptaculums. *5* Woodsia obtusa, Anlage des Ringwalls (*r*), *sp* Sporangien. *6* Woodsia obtusa, älteres Stadium; *i* Indusium, *sp* Sporangien. *7* Woodsia ilvensis, fertiges Indusium; *bl* Blattrand. *8* Woodsia obtusa, fertiges Indusium; *bl* Blattrand.

Noch weiter geht diese Auflösung des Indusiums in einzelne Haare bei Woodsia ilvensis. Die Entwicklung des Sorus wird dadurch eingeleitet, daß sich eine oder zwei Epidermiszellen annähernd gleichzeitig emporwölben, aus denen sich später direkt Sporangien ent-

1) Diels, l. c. pag. 161.

wickeln. Diese haben sich meist schon durch eine Querwand von der Mutterzelle abgetrennt, bevor die ersten Indusialhaare auftreten. Diese sind von den Sporangienanlagen zunächst nur durch ihre geringere Größe zu unterscheiden. Sie entstehen meist zuerst auf der dem Blattrand abgewandten Seite direkt neben den Sporangien, später treten weitere auf beiden Seiten auf, so daß schließlich die Sporangien von einem Ring von Indusialhaaren umgeben sind, aber auch hier bleibt der Sorus gegen den Blattrand hin zunächst offen (Fig. 13, *1*, *2*, *3*, *7*).

In manchen Fällen sind an der Bildung eines Indusialhaares zwei nebeneinanderliegende Epidermiszellen beteiligt. Meist treten zunächst nur Querteilungen auf (Fig. 13, *3*). Die Endzellen der entstandenen Zellfäden wachsen zu borstenförmigen Gebilden aus, während die anderen Zellen durch Längswände sich teilen und dadurch die Bildung einer schmalen Zellfläche zustande kommt (Fig. 13, *7*). Durch das Auftreten einer größeren Zahl von Längswänden in den basalen Zellen der einzelnen Haare hat es manchmal den Anschein, als ob die Indusialhaare an der Basis verwachsen wären.

Wir sehen also die bei Woodsia obtusa noch kongenital verwachsenen Ringwallzellen bei Woodsia ilvensis in einzelne Indusialhaare aufgelöst.

Die auffallende Reduktion der dem Blattrande zugewandten Indusienhälften legte den Gedanken nahe, es könnten hier doch Übergänge zu Cystopteris gefunden werden. Die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte bestätigte dies jedoch nicht. Auch bei dem untersuchten Cystopteris fragilis wird die Bildung des Sorus durch Anlage eines Sporangiums eingeleitet[1]). Hinter diesem wölbt sich sodann eine Reihe von meist drei bis fünf nebeneinander und in einer Linie liegenden Zellen empor, die zu einer Zellfläche auswachsen, welche mit der Blattfläche einen spitzen Winkel bildet und so den jungen Sorus bereits frühzeitig dachförmig überzieht. Die kugelige Form des fertigen Indusiums kommt dadurch zustande, daß in der gebildeten Zellfläche zahlreiche Längsteilungen stattfinden. Durch die Bildung zahlreicher Sporangien, besonders gegen das Indusium hin, wird dieses an der Basis zurückgedrängt und macht so den Eindruck eines unterständigen Indusiums.

Ich glaube, daß dies wohl mit ein gewichtiger Grund ist, die Gattung Cystopteris, wie es auch von Bower und Lotsy neuerdings

1) Es dürfte also für die untersuchten Formen die Angabe Bower's nicht zutreffen: „that the indusium (in many cases) is formed before the earliest sporangia appear". Origin of a Land Flora, pag. 636.

gemacht worden ist, aus der Familie der Woodsieen auszuschalten und vielleicht von Davallia ähnlichen Formen abzuleiten.

Spreuhaare.

Der von Kuhn gemachte Versuch, nach dem Vorhandensein von Spreuhaaren und Spreuschuppen eine Trennung der leptosporangiaten Farne in Chaetopterides und Lophopterides vorzunehmen, führte zu keinen Resultaten. Auch in unserem Falle dürfte von einer genaueren Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse nichts zu erwarten sein, da bei den Cyatheaceen ebenso wie bei den Woodsieen, sowohl Spreuschuppen als auch Spreuhaare vorkommen.

c) Anatomie.

In neuerer Zeit ist besonders von Bower der Verlauf der Gefäßbündel als wichtiges Merkmal in die phylogenetische Systematik eingeführt worden. Als der ursprüngliche Typus wird die Haplostele betrachtet. Aus dieser geht die Siphonostele hervor, welche sich bei den Cyatheaceen zur Dictyostele entwickelt.

Auch bei Diacalpe aspidioides sind die Gefäßbündel zu einer Dictyostele angeordnet, prinzipielle Verschiedenheiten mit den Cyatheaceen bestehen hier nicht. Außer den Blattlücken tritt wie bei den Cyatheaceen eine ganze Reihe von „Perforationen“ [1]) auf. Entsprechend den geringeren Größenverhältnissen bedeutend einfacher gebaut sind die übrigen untersuchten Formen der Woodsieen, alle aber sind dictyostel.

Die Dictyostele von Hypoderris Brownii ist durch die bedeutende Größe ihrer Blattlücken ausgezeichnet (Fig. 14, *5*). Das kriechende Rhizom hat dorsiventralen Bau, die einzelnen Internodien sind von bedeutender Länge. Von jeder Blattlücke treten vier isolierte Gefäßbündelstränge in das Blatt über. Der zwischen den seitlich liegenden Blattlücken befindliche Ober- und Unterstrang weist weitmaschige Perforationen auf.

Die nun folgenden Formen haben einen radiären Stamm.

Bei Woodsia obtusa stehen die Blattlücken dicht gedrängt und sind bedeutend kleiner als bei Hypoderris, Perforationen treten infolgedessen nicht auf (Fig. 14, *2*). In der Mitte jeder Blattlücke tritt rechts und links je ein Bündel in das Blatt über.

Infolge der geringen Größe der Blattlücken viel massiver gebaut ist das Gefäßbündelrohr im ausgewachsenen Stamm von Woodsia ilvensis

1) Tansley, A., Lectures on the evolution of the Filicinean Vascular System. New Phytol. 1907—1908.

(Fig. 14, *1*). Die Blattbündel zweigen von den ebenfalls dicht gedrängt stehenden Blattlücken in der Zweizahl wie bei Woodsia obtusa, jedoch an der Basis der Lücken, ab. Auch hier treten Perforationen nicht auf. Bei jungen Keimpflanzen sind die Blattlücken bedeutend größer, die ersten Blätter besitzen meist nur ein Bündel.

Fig. 14. Freipräparierte Gefäßbündelskelette. *1* Woodsia ilvensis. *2* Woodsia obtusa. *3* Woodsia ilvensis, Keimpflanze. *4* Cystopteris fragilis, Keimpflanze. *5* Hypoderris Brownii; *bl* Blattbündel, *w* Wurzeln, *pf* Perforationen. Die rückwärts gelegenen Teile der Abb. *5* sind dunkel schraffiert.

Cystopteris fragilis stimmt mit diesem Bauplan im wesentlichen überein und ist nur dadurch verschieden, daß nur ein an der Basis der Blattlücken stehendes Bündel ins Blatt abzweigt (Fig. 14, *4*). Ontogenetisch gehen alle diese dityostelen Formen aus einer amphiphloischen Siphonostele hervor.

Akzessorische mark- und rindenständige Bündel kommen weder bei Diacalpe noch bei den übrigen untersuchten Arten vor. Die letzteren zeigen den für einen großen Teil der Polypodiaceen charakteristischen Bau. Ob diese Übereinstimmung zu phylogetischen Schlüssen berechtigt, erscheint mir fraglich, oder derzeit wenigstens noch nicht spruchreif. Zunächst ist jedenfalls anzunehmen, daß der komplizierte Bau des Gefäßbündelskelettes bei Formen wie Diacalpe zusammenhängt mit den bei den größeren Dimensionen gesteigerten „Bedürfnissen" der Ernährung und Wasserzufuhr. Finden wir doch unter den typischen

Cyatheaceen Formen wie Alsophila pruinata und blechnoides[1]), welche entsprechend ihrer geringeren Größe (beide sind nicht baumartig und stammlos) ein einfacher gebautes Gefäßbündelskelett entsprechend dem zahlreicher Polypodiaceen haben.

Chrakteristisch für die Cyatheaceen und Diksonieen (soweit untersucht) ist das Auftreten von Schleimschläuchen im Gefäßbündel und Parenchym. Bei Polypodiaceen sind bis jetzt solche nicht nachgewiesen. (Ich konnte sie bei der Osmundacee Todea barbara feststellen.) Ihr Auftreten erwähnt schon Mohl[2]). Von Trécul[3]), der sie genauer untersucht hat, werden sie als „Gerbstoffschläuche" bezeichnet. Ich ziehe jedoch den Namen Schleimschläuche vor, weil es mir nicht gelungen ist, den Inhalt durch mikrochemische Reaktionen einwandfrei als Gerbstoff zu diagnostizieren. Über die Natur des Schleimes konnte ich mir keinen Aufschluß verschaffen[4]). Bei den untersuchten Woodsieen konnte das Vorhandensein solcher Schleimschläuche nicht nachgewiesen werden. Da über ihre Entwicklung Untersuchungen nicht vorliegen, und sich die Angaben nur auf die ausgewachsenen Organe beziehen, so zog ich diese in den Kreis meiner Untersuchungen. Als Untersuchungsobjekt wurde Dicksonia antarctica gewählt. Mit Jodgrünfuchsin wurde der Schleim intensiv blaugrün gefärbt.

In geringer Entfernung vom Vegetationsspunkt bemerkt man auf dem Längsschnitt im parenchymatischen Gewebe zahlreiche in Längsreihen angeordnete rechteckige Zellen, die durch ihren intensiv gefärbten Inhalt und durch ihre Größe sich von dem übrigen Gewebe abheben. Der durch die Fixierung der Präparate geronnene Schleim ist hauptsächlich an den Querwänden abgelagert. Zwischen diesen Schleimmassen sieht man die Zellwände als stark lichtbrechende Linien (Fig 15, *1*). Auf älteren Stadien sieht man, daß diese verschwunden sind (Fig. 15, *2*), sie sind stark gequollen und verschleimt. Das Auflösen der Querwände schreitet von der Mitte nach dem Rande hin weiter, bis schließlich der fertige Schleimschlauch von einem zunächst granulösen Inhalt ganz erfüllt ist.

Auf ausgewachsenen alten Blattstielen, z. B. von Cyathea dealbata ist der Schleim eine homogene stark lichtbrechende Masse, der die Schläuche wurstförmig durchzieht, an ihren Wänden sieht man noch die

1) De Bary, Vergleichende Anatomie, pag. 297.

2) Mohl, Vermischte Schriften. Baumfarne, pag. 113.

3) Trécul, Ann. des sc. nat., 5. Ser., Tom. XII, pag. 373, dortselbst auch die Literatur.

4) Verdunkelungsversuche der noch unentwickelten Wedel führten zu keinem Resultat.

Reste der aufgelösten Querwände (Fig. 15, *5*, *4*). Sehr häufig — bei manchen Arten ist es die Regel — stehen die Schleimschläuche in Gruppen von zwei und drei zusammen. Mitunter werden dann auch die aneinanderstoßenden Längswände teilweise aufgelöst (Fig. 15, *3*).

Die innerhalb der Gefäßbündel auftretenden Schleimschläuche scheinen inhaltlich von den im Parenchym befindlichen nicht verschieden zu sein. Neben den noch undifferenzierten Gefäßinitialen

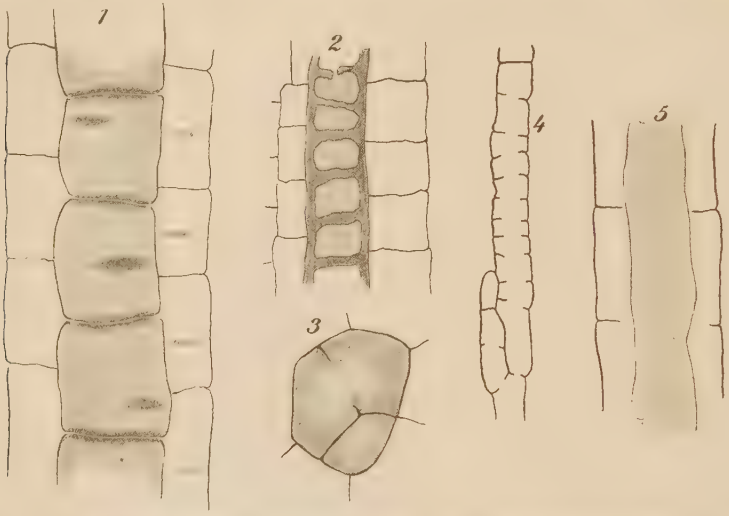

Fig. 15. *1—3* Entwicklung der Schleimschläuche von Dicksonia antarctica. *1* Jüngstes Stadium; *s* Schleim, *qu* Querwand. *2* Querwände verschleimt. *3* Querschnitt durch eine Gruppe ausgebildeter Schläuche. *4* und *5* Cyathea dealbata, Schleimschläuche aus alten Blattstielen.

treten zylindrische Zellen etwa von der Länge der Gefäßinitialzellen auf, jedoch etwas breiter als diese. Auch hier ist bereits sehr früh, noch vor der Verholzung der Gefäßwände, granulöser Schleim gebildet. Die Schläuche entstehen in derselben Weise durch Verschleimen und Auflösen der Querwände, wie die extrastelären. Ihre Entwicklung ist im allgemeinen schon vollständig abgeschlossen, bevor sich die Treppengefäße ausgebildet haben. Was die fertigen Schläuche betrifft, so kann ich wohl auf die Ausführungen Tréculs a. a. O. verweisen.

4. Zusammenfassung der einzelnen Untersuchungsresultate.

1. Die normale Öffnungsweise der Polypodiaceenantheridien besteht in dem Abheben der Deckelzelle, ein Durchbrechen derselben findet nicht statt.

2. Der bisherige Unterschied zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen – Öffnen des Antheridiums durch Abheben der Deckel-

zelle bzw. deren Teilstück und Durchbrechen der Deckelzelle — muß daher fallen.

3. Ein wesentlicher Unterschied im Antheridienbau zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen ist nur im Bau der Deckelzelle vorhanden.

4. Die Antheridien von Diacalpe aspidioides und Woodsia obtusa haben eine geteilte Deckelzelle.

5. Die Antheridienwandzellen sind „aktiv" an der Öffnung des Antheridiums beteiligt.

6. Bei den Woodsieen kommen am Prothallium Übergänge von den für die Cyatheaceen charakteristischen „Haaren" zu den gewöhnlichen Drüsenhaaren der Polypodiaceen vor.

7. „Alterserscheinungen" können sich bei Farnprothallien je nach den beim Zeitpunkt ihres Auftretens herrschenden Ernährungsbedingungen verschieden äußern. Bei Feuchtkultur „Kräuselung", bei Trockenkultur „Adventivprothallienbildung".

8. Durch schwache Beleuchtung können fadenförmige Adventivprothallien zur Bildung verzweigter Zellfäden mit Antheridien veranlaßt werden.

9. Durch ungünstige Ernährungsbedingungen (schwache Beleuchtung und Trockenheit) die eintraten, bevor der Vegetationspunkt sein Wachstum eingestellt hatte, wurde in einer Kultur von Woodsia ilvensis das Meristem der Herzbucht zur Bildung eines zylindrischen Fortsatzes veranlaßt, der wegen des Vorhandenseins von Tracheiden als apogame Sprossung aufgefaßt werden muß. Es ist also möglich, durch bestimmte Kulturbedingungen normal sexuelle Keimpflanzen erzeugende Formen zur Bildung apogamer Sprossungen zu veranlassen.

10. Im Bau der Sporangien und im Verlauf des Annulus stimmen die untersuchten Woodsien vollkommen mit dem Polypodiaceentypus überein, mit Ausnahme von Diacalpe, bei welcher sich der zwar unvollständige und an der Stielansatzstelle unterbrochene, aber schief über den Scheitel verlaufende Annulus als Annäherung an Cyatheaceen ähnliche Sporangien auffassen läßt.

11. In der Bildung des Sorus tritt bei den Woodsieen eine Reduktion des Receptaculums ein; das gestielte Receptaculum von Peranema ist bei Diacalpe bereits stark reduziert; bei Woodsia obtusa entstehen die Sporangien auf einem wenig gewölbten Zellpolster, bei Woodsia ilvensis direkt aus der unveränderten Epidermisfläche.

12. Das Indusium geht bei Hypoderris aus einem geschlossenen Ringwall hervor, bei Woodsia obtusa ist der Ringwall nach dem Blattrand zu offen, bei Woodsia ilvensis geht das Indusium aus

einzelnen Indusialhaaren hervor, die sich später auf gemeinsamer Basis emporheben. Auch im fertigen Zustand ist eine starke Reduktion der dem Blattrand zugewandten Indusienseite zu konstatieren.

13. Das Indusium von Cystopteris fragilis ist entwicklungsgeschichtlich nicht als unterständig zu bezeichnen.

14. Entwicklungsgeschichtlich als „unterständig" kann ein Indusium nur dann bezeichnet werden, wenn ein Receptaculum vorhanden ist, an welchem unterhalb der Sporangienanlagen das Indusium entsteht.

15. Die untersuchten Woodsieen sind sämtlich dictyostelisch.

16. Die Schleimschläuche der Cyatheaceen und Dicksonieen gehen aus Zellreihen durch Verschleimen der Querwände hervor.

Schlußfolgerung.

Die Woodsieae-Woodsiinae in ihrer von Diels aufgestellten Begrenzung (Peranema, Diacalpe, Hypoderris, Woodsia) mit Ausschluß von Cystopteris, dürften höchstwahrscheinlich eine monophyletische Reihe bilden. In dieser geht, sowohl in der Geschlechtsgeneration (Vereinfachung im Antheridienbau und in den Haarbildungen) als im Sporophyten (Receptaculum, Indusium) eine stetige Reduktion vor sich. Am nächsten verwandt ist die Gruppe sicherlich mit den Cyatheaceen und zwar mit Cyathea ähnlichen Formen mit geschlossenem unterständigem Indusium. Jedenfalls ist sehr früh eine Spaltung eingetreten in zwei Reihen, an deren einen Basis Cyathea-artige Formen, an der andern Peranema ähnliche standen. Im Bau der Sporangien stimmen die Woodsieen jedoch vollständig mit den Polypodiaceen überein, als ihre nächsten Verwandten in der Familie sind wohl gewisse Polypodium-Arten aufzufassen, der Bau des nicht ganz geschlossenen und nach dem Blattrand hin stark reduzierten Indusiums bei einzelnen Formen machen einen möglichen Übergang zu gewissen Formen der Davallia-Reihe nicht unwahrscheinlich.

Die vorliegender Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1907—1909 im pflanzenphysiologischen Institut der Universität München ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. von Goebel, der mir soviel Anregung gab und meiner Arbeit reges Interesse und weitgehende Unterstützung (durch Überlassung einiger Notizen über Woodsia) zuteil werden ließ, spreche ich hierfür meinen ergebensten Dank aus.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Curriculum vitae.

Ich, Otto Schlumberger, bin geboren am 5. Mai 1885 zu Wunsiedel in Oberfranken als Sohn des verstorbenen kgl. Realschulrektors Caspar Schlumberger. Ich bin protestantischer Konfession, besuchte die Volksschule und das Progymnasium in Wunsiedel, sodann das humanistische Gymnasium in Hof, das ich im Juli 1904 mit dem Zeugnis der Reife verließ. An der technischen Hochschule in Karlsruhe widmete ich mich zwei Semester lang zunächst allgemeinen naturwissenschaftlichen Studien. Im Herbst 1905 setzte ich diese an der Universität München fort und beschäftigte mich später ausschließlich mit dem Studium der Botanik.

Vom 1. September 1907 bis 1. Juli 1909 war ich Assistent am Kgl. pflanzenphysiologischen Institut der Universität München, bei Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. K. von Goebel.

Seit 1. Juli 1909 bin ich Assistent bei der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft in Dahlem bei Berlin.

Während meiner Studienzeit hörte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren: In Karlsruhe bei: Auerbach, Böhtlingk, Engler, Klein, Lehmann, May, Schur, Schwarzmann. In München bei: v. Bayer, Doflein, Giesenhagen, v. Goebel, v. Groth, Hegi, v. Hertwig, Hofmann, Muthmann, Rothpletz.

Allen diesen Herren möchte ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aussprechen.